

Herp.
QL
667
.S35
1887

HARVARD UNIVERSITY



LIBRARY

OF THE

Museum of Comparative Zoology

Ernst Haeckel
Museum of Comparative Zoology
Harvard University

ZUR ERSTEN ENTWICKELUNG
DES
BRAUNEN GRASFROSCHES.

VON
O. SCHULTZE.

MIT ZWEI TAFELN.

Die zur Zeit vorliegenden Untersuchungen über die Bildung der drei blattförmigen Anlagen des Amphibienembryo haben keineswegs zu einer bei allen Embryologen übereinstimmenden Anschauung geführt. Vielmehr findet sich die Thatsache, dass die Entwicklung der Keimblätter bei den Amphibien nach zwei verschiedenen Ansichten statt hat, als deren Vertreter einerseits besonders Götte, andererseits O. Hertwig genannt werden müssen.

Die ältere Götte'sche Ansicht, gegründet auf die Erforschung der Bildungsgeschichte des *Bombinator igneus*, lautet: Die ausgebildete Blastula des Unkenembryo weist in ihrem aus mehreren Zellschichten bestehenden Dach — animale Zellen, primäre Keimschicht — zwei gesonderte Lagen auf, deren äussere, pigmentreichere, aus einer einfachen Lage fest aneinander gefügter, vieleckiger Zellen aufgebaut ist und als Deckschicht bezeichnet wird; die Elemente der inneren Lage der primären Keimschicht — der Grundschrift — sind geschichtete, locker vereinigte Zellen. Die primäre Keimschicht geht nach dem Aequator des Eies hin ohne scharfe Grenze in die sogenannte vegetative Zellenmasse, in die „Dotterzellen“ über. Diese Uebergangsstelle nennt Götte Randzone. Indem nun die primäre Keimschicht sich von dem oberen Pole des Eies nach dem Aequator hin und zwar vornehmlich nach derjenigen Gegend des Aequators hin, an welcher die dorsale Urmundlippe entsteht, mehr und mehr verdünnt, tritt in der Randzone eine Anhäufung der Zellen der primären Keimschicht ein. Der Widerstand, welchen diese Zellen an den Dotterzellen finden, hat zur Folge, dass sie sich aufwärts bewegen und an der Innenseite der primären Keimschicht einstülpen und die sich mehr und mehr nach aufwärts auslehende secundäre Keimschicht bilden. Der ganze Vorgang wird übrigens auf eine „centrifugale“ Bewegung der Zellen zurückgeführt. Alsdann wächst vom Rücken her an der Innenfläche der Blastula die secundäre Keimschicht in Form einer Kugel- fläche aus. Die Entstehung des Urdarmes und das Verschwinden der Blastulahöhle führt bei Schluss der Rusconischen Oeffnung dazu, dass der Embryo aus einer doppel-

wandigen Blase besteht. Ihre Wandung wird von der primären und der secundären Keimschicht gebildet. Erstere wird zum äusseren Keimblatt, letztere hängt ventralwärts mit den nach innen aufgenommenen Dotterzellen zusammen und spaltet sich in das innere und das mittlere Keimblatt.

Ganz anders lauten bekanntlich die im Sinne der Coelomtheorie gefundenen Resultate, welche O. Hertwig bei der Untersuchung der Anuren und Tritonen bezüglich der Keimblattbildung erhielt: An der Blastula entsteht durch Einstülpung an der Berührungsstelle von animalen und vegetativem Theil der Urdarm. Seine Wand wird einerseits und der Hauptmasse nach von den vegetativen Zellen gebildet — Darmtoblast — andererseits leitet sie sich in Form eines dorsalen und medianen Streifens, des Chordaentoblasten, von den animalen Zellen der Blastula ab. Der Chordaentoblast hebt sich „sehr wesentlich als etwas Verschiedenes“ von dem Darmtoblast ab. Dorsalwärts vom Urmund, von diesem aus und zu beiden Seiten des Chordaentoblast, wächst der Mesoblast in Gestalt paariger Anlagen, die „continuirlich“ in den Chordaentoblast übergehen, zwischen Ektoblast und Darmtoblast hinein und dehnt sich von hier aus über die ventrale Seite des Embryo aus. Zudem ist noch eine unpaare, also dritte Mesoblastanlage vorhanden. Sie wuchert von der ventralen Urmundlippe nach aufwärts und verwächst mit den paarigen Anlagen. Die Frage, ob die Mesoblastzellen von den vegetativen oder den animalen Zellen abstammen, wird zu Gunsten der letzteren, d. h. des Ektoblasten, entschieden. In welcher Weise dieser Entstehungsvorgang für die Coelomtheorie verwerthet wird, ist bekannt.

So finden wir, dass die Auffassungen über die Blätterbildungen der Amphibien zwei gewaltige Gegensätze darbieten, und dürfte es am Platze sein, von unbefangenen Standpunkte aus einen Versuch zu machen, die nach meiner Meinung noch recht schwebende Frage ihrem Ende näher zu führen, resp. für den Götte'schen oder für den Hertwig'schen Bildungsmodus einzutreten. Deshalb beschloss ich zunächst eine Untersuchung des Gegenstandes bei dem braunen Grasfrosch (*Rana fusca*). Bei der Schwierigkeit der Frage bilden jedoch die nachfolgenden Mittheilungen nur das Ergebniss einer vorläufigen Untersuchung, über deren Unvollkommenheit ich mir nicht im Unklaren bin.

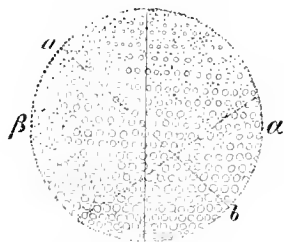
Da dem Studium der Genese der Keimblätter das der „Furchung“ voranzugehen hat, und bei demselben sich einige, wie mir scheint, bisher nicht betonte Gesichtspunkte ergeben, so sollen letztere zunächst besprochen werden. Hiernach wird von der Gastrula gehandelt. Doch zuvor noch einige technische Bemerkungen.

Die Embryonen des Frosches setzten bekanntlich der Schnittuntersuchung lange Zeit einen grösseren Widerstand entgegen, als die vieler anderer Amphibien, weil die aus dem Eileiter stammenden, accessorischen Hüllen des Froscheies sich direkt auf die Dotterhaut desselben lagern, während in anderen Fällen die Hüllen durch einen mit Flüssigkeit erfüllten Raum von den Eiern getrennt sind, aus welchem letztere sich leicht mit passenden Instrumenten entfernen lassen. Die Ausschaltung der Hüllen ist

aber wesentliches Erforderniss für die Anfertigung guter Schnittserien. Unter solchen Verhältnissen stellte die Hertwig'sche Methode, die Embryonen in siedendem Wasser abzutöden, wobei die Hüllen sammt der Dotterhaut ein wenig von dem Embryo abgelöst werden, einen grossen Fortschritt in der Technik der Verarbeitung des Froschembryo dar. Bezüglich des näheren verweise ich auf Hertwig's Angaben. Nur möchte ich noch mit anderen hervorheben, dass die Methode der schnellen Fixirung in siedendem Wasser, wenn es sich nicht um die Fixirung von Kernstrukturen handelt, in jeder Beziehung eine vorzügliche genannt werden muss und vielleicht auch für andere Zwecke, als für Froschembryonen, wenn man um Mittel verlegen ist, eine Verwerthung anempfiehlt. Die Chromsäure und deren Verbindungen mit anderen Säuren habe ich wegen ihres zerstörenden Einflusses auf das Pigment gänzlich vermieden und zur Erreichung einer angenehmen Schnittkonsistenz Alkohol in allmählig gesteigerter Concentration, ferner Acid. nitric. 3 % mit Alkoholnachbehandlung in Anwendung gebracht. Die anfänglich vielfach benutzten Färbemittel wurden nachher mit Absicht vermieden, da für den vorliegenden Zweck die Färbung meist nur störend wirkt. Es hat die Natur dem Embryo schon genügend Farbstoff mitgegeben, der in Folge seiner ungleichmässigen Vertheilung von grossem Werthe ist für vielerlei Fragen. Hinreichende Deutlichkeit der Kerne ist auch in Lackpräparaten vorhanden. Bezüglich der Einbettung in Paraffin möchte ich erwähnen, dass es bei diesen, aller Hüllen entbehrenden Embryonen, um jede Lockerung der Zellschichten zu vermeiden, sozusagen auf die Minute ankommt. Fünfzehn Minuten die Embryonen in flüssigem Paraffin von 50° C. belassen, habe ich im Allgemeinen als Maximaldauer für gute Einbettung gefunden. Selbstverständlich ist die Orientirung der Eier vor dem Schneiden von grosser Wichtigkeit. Was die Sagittalschnitte angeht, so kann, selbst wenn man mit aller Vorsicht im flüssigen Paraffin unter der Loupe orientirt und die erforderliche Schnittrichtung markirt hat, sich leicht nachträglich bei der Betrachtung der ganzen Serie herausstellen, dass die Schnittrichtung nicht genau sagittal geworden ist. Deshalb wurde aus einer grossen Menge von Sagittalserien eine Auswahl in folgender Weise getroffen: Bei gleicher Schnittdicke muss, wenn z. B. eine Serie von 150 Schnitten vorliegt, der Schnitt 75 dann ein Medianschnitt sein, wenn Schnitt 10 = Schnitt 140, Schnitt 50 = Schnitt 100 ist u. s. w. Nur diejenigen Sagittalserien, welche solche Bedingungen erfüllen, sind zu den Abbildungen benutzt worden. Auch die geeignete Controle der Frontalserien muss einen Ausweis abgeben, ob die vorherige Orientirung genau war. Die Querschnittserien werden so angelegt, dass der oder die ersten Schnitte nur den Dotterpropf treffen.

BEMERKUNGEN ZU DEM VORGANG DER FURCHUNG.

Nach wiederholter Prüfung muss ich auch für die Eier der *Rana fusca* daran festhalten, dass wie bei *Rana esculenta* in der weitaus grössten Mehrzahl der Fälle deutlich zu erkennen ist, dass sich die Eiaxe nicht lothrecht stellt, sondern in vertikaler Ebene liegend einen Winkel von circa 45° mit der Horizontalen bildet. Demgemäss ist auch die Ebene des Eies, welche den dunkel pigmentirten von dem helleren trennt, in gleichem Winkel gegen die Horizontale geneigt, wie dies in nebenstehendem Holzschnitt schematisch dargestellt ist ($ab =$ Eiaxe).



Allerdings muss eingeräumt werden, dass Fälle zur Beobachtung kommen, in welchen diese Einstellung weniger ausgesprochen ist, als in der Mehrzahl der übrigen. Diese glaube ich aber mit Recht als Ausnahmefälle ansprechen zu dürfen, bedingt durch eine der Norm nicht mehr ganz entsprechende Vertheilung des Pigmentes im Ei. Sobald das Ei einmal seine normale Lage angenommen hat, ist man über die Hauptebenen des späteren Embryo vollständig orientirt. Natürlich darf die Entwicklung durch keinerlei äussere Eingriffe in andere Bahnen gelenkt werden und die Eier müssen sich bei völliger Ruhelage entwickeln können. Bezeichnen wir den Parallelkreis, welcher den dunklen von dem hellen Abschnitt trennt, als Pigmentrand,¹⁾ so wird einmal durch den höchsten Punkt des Pigmentrandes und ferner durch den hellen und dunklen Pol oder auch durch den höchsten und tiefsten Punkt der Eikugel eine vertikale Ebene bestimmt. Sie ist die einzige Ebene des Eies, welche dasselbe in zwei symmetrische Hälften theilt. Dieser Hauptkreis des Eies fällt bei normaler Entwicklung mit der ersten Furchungsebene zusammen. Letztere ist aber gleich gerichtet, wie die Medianebene des späteren Embryo, was wir aus den schönen Untersuchungen von Pflüger und Roux wissen; wenn eine Bestätigung noch nöthig ist, so kann ich sie vollkommen geben. Da ferner der höchste Punkt des Pigmentrandes die Stelle andeutet, an welcher später der Schwanz liegt, so ist von dem Augenblick der normalen Lage des Eies an neben dem „Rechts“ und „Links“ auch das „Vorn und Hinten“ erkennbar. Dasselbe gilt von unbefruchteten Eiern, welche mehrere Stunden nach der Eiablage dieselbe Lagerung zeigen. — Dass die besagte Einstellung der Gleichgewichtslage des Eies entspricht, welche durch die Ausstossung des Perivitellins ermöglicht wird, kann keinem Zweifel unterliegen. Was lehrt uns nun die Lage des Eies unter Neigung des Pigmentrandes zusammengenommen mit der mikroskopischen Betrachtung des

¹⁾ s. im Holzschnitt die nahezu senkrecht gegen ab verlaufende punktirte Linie.

inneren Eies über die Vertheilung der Substanzen in demselben? Wir haben hier drei Bestandtheile des Eies ins Auge zu fassen, die geformten Dotterelemente (Deutoplasma) oder Dotterkörner, das geformte Pigment und die gelösten Substanzen, die wir hier im speciellen Gegensatz zu dem Deutoplasma als „Protoplasma“ nach Van Beneden bezeichnen wollen. Die groben und schweren Dotterkörner sind in dem hellen Theile des Eies (bekanntlich schon im Eierstockseie) angehäuft. Sie bedingen durch ihre Schwere, dass der helle Abschnitt des Eies sich im Wasser tiefer einstellt als der dunkle. Je mehr wir nach dem höchsten Punkte des Eies gehen, um so mehr nimmt die Grösse der Dotterelemente ab, und zwar so, dass bei normaler Einstellung des Eies in jeder Horizontalebene die Dotterkörner gleich gross sind (man vergleiche den Holzschnitt). Anders jedoch verhält sich die Vertheilung der Pigmentkörnchen. Man erkennt leicht, dass die Kugelhälfte α im Vergleich zu der Kugelhälfte β wenig Pigmentkörnchen enthält, während das Deutoplasma in beiden Hälften in gleicher Menge vertreten ist. Das „Protoplasma“ steht ferner im allgemeinen in umgekehrtem Verhältniss zu dem Deutoplasma. Je mehr letzteres von oben nach unten zunimmt, zeigt sich eine Zunahme des Protoplasmas in entgegengesetzter Richtung, so dass in dem höchsten und zwar excentrisch in der dunklen Kalotte gelegenen Punkt des Eies die grösste Protoplasmanmenge oder die grösste Anhäufung gelöster Eiweisssubstanzen vorhanden ist. Nun muss aber von diesem höchsten Punkte aus, wenn wir die Vertheilung der Pigmentkörnchen berücksichtigen, das Protoplasma genau genommen nach unten nicht in den Horizontalebene gleichmässig abnehmen, sondern in Ebenen, die mehr gegen die schief liegende Eiaxe geneigt sind. Anders gesagt wird die Kugelhälfte α um so viel mehr Protoplasma enthalten, als an Gewicht die Kugelhälfte β mehr Pigmentkörnchen einschliesst. Halten wir also an der wahrscheinlichen Thatsache fest, dass:

1. der höchste Punkt des Eies, welcher excentrisch im dunklen Feld liegt, den Punkt der grössten Protoplasmanmenge anzeigt und dass
2. der höchste Punkt des Pigmentrandes einer grösseren Protoplasmanmenge entspricht, als die in der Horizontalebene gegenüberliegende Stelle des Eies.

Es liegt nun die Vermuthung nahe, dass die besprochene Vertheilung der Eisubstanzen, wenn dieselbe, wie es allen Anschein hat, wirklich zutrifft, schon im Ei des Eierstockes der Mutter vorhanden sei, um so mehr, da auch die unbefruchteten Eier die Neigung der Eiaxe und sonach die spätere Medianebene erkennen lassen. In der That scheint sich eine solche Vermuthung zu bestätigen: Das Keimbläschen des reifenden Eierstockseies liegt in einer grossen Anzahl der Fälle deutlich excentrisch in dem dunklen Abschnitt. Es wandert also aus der Mitte, wo es ursprünglich lag, sehr häufig nicht in der Richtung der Eiaxe nach der Peripherie, sondern mehr gegen den Pigmentrand hin. Dieses konnte ich früher bei *Rana esculenta* und *Hyla*, neuerdings bei *Rana fusca*, der das Männchen schon aufgefressen, konstatiren. Bei den Eierstockseiern der letzteren kann man das Keim-

bläschen unter der Loupe oder schon mit unbewaffnetem Auge in frischem Zustande im schwarzen Felde deutlich sehen mit centralem weissem Punkt, der Anhäufung der Keimkörperchen. Leichter verschafft man sich über die Lage des Keimbläschens Gewissheit durch Einlegen der Eierstöcke in Säuren, Alkohol oder Wasser. Alle drei Reagenzien bringen im Keimbläschen einen weissen Niederschlag hervor; die Einwirkung des Wassers bemerkte ich, als ich zu anderem Zwecke die Ovarien in Wasser gebracht hatte. Auch die Fovea germinativa der unbefruchteten Eier, welche die Lage der Keimbläschenreste bezeichnet, liegt in der Mehrzahl der Fälle bei Siredon deutlich excentrisch in der dunklen Kugelhaube. Da nun der Kern der Zelle in der Richtung der grössten Flüssigkeitsansammlung, wie wir von O. Hertwig wissen, sich in der Zelle bewegt oder, um in Anklang an Pflüger zu reden, in der Richtung des geringsten Widerstandes oder, was auf dasselbe hinauskommen dürfte, in der Richtung der grössten Menge gelösten Eiweisses, so ist es klar, dass für die beobachteten Fälle die excentrische Lage des an die Peripherie gewanderten Keimbläschens beweist, dass auch schon im Eierstocksei der Punkt grösster Protoplasmamenge excentrisch im dunklen Felde liegt.

Dieser Punkt und der sogenannte dunkle und helle Pol geben eine Ebene, welche wie die erste Furchungsebene das Ei symmetrisch theilt. Es fragt sich aber, ob die das Eierstocksei bilateral symmetrisch theilende Ebene unter normalen Verhältnissen mit der ersten Furchungsebene, d. h. mit der Medianebene des Frosches zusammenfällt. Ich muss gestehen, dass mir die Wahrscheinlichkeit sehr nahe zu liegen scheint. Die Eiaxe bleibt im abgelegten Ei dieselbe, wie im Eierstocksei. Aendert bei normaler Entwicklung aber nicht vielleicht der dritte für die vorliegende Ebene massgebende Punkt, d. h. die Fovea, seine Lage innerhalb des dunklen Feldes in der Zeit von der Ovulation bis zur normalen Einstellung des Eies nach der Befruchtung? Die Möglichkeit muss zugestanden werden, doch würde mir die Annahme derselben weniger einfach erscheinen, denn die in der Fovea gelegene „Richtungsspindel“ und die Eiweisssubstanzen des Eies stehen bekanntlich in bestimmtem Wechselverhältniss und würde eine Verlagerung des weiblichen Kernes auch eine Umordnung der flüssigen und geformten Eiweisskörper mit sich bringen, wenn die Lageveränderung des Kernes noch innerhalb der Mutter stattfände, wo bekanntlich die Schwerkraft noch nicht ihre Rechte geltend machen kann. Träte aber die Verschiebung der Fovea normaler Weise noch in den in das Wasser abgelegten Eiern ein, so müssten wir annehmen, dass unter dem Einflusse der Schwerkraft, welche nunmehr in Aktion tritt, die Substanzen im Innern eine Verlagerung erführen, wozu wir, wie mir scheint, mindestens keinen Grund haben.

Es bleibt noch erforderlich, zu berücksichtigen, dass bei normaler Ruhelage des Eies der Mittelpunkt der Fovea, wie mein Vater deutlich machte, nicht immer genau in den höchsten Punkt der Furchungsaxe fällt, dass vielmehr häufig die erste Furche unmittelbar neben der Fovea vorbeiläuft. Abgesehen von der relativ geringen Aus-

dehnung des Keimpunktes ist bei der ziemlich beträchtlichen Neigung der Eiaxe und der folglich relativ grossen Entfernung der Fovea von dem schwarzen Pol vielleicht auf geringe Schwankungen hier um so weniger Gewicht zu legen, als wir aus den „biologischen Untersuchungen“ von Born wissen, dass die Eisubstanzen unter dem Einflusse der Schwerkraft ausserordentlich leicht, sobald sie in abnorme Lage versetzt werden, verschieblich sind. Wenn wir auch dies stets im Auge behalten, so scheint mir doch nach dem Mitgetheilten eine gewisse Berechtigung für die Annahme nicht abgeleugnet werden zu können, dass die Medianebene des Embryo unter normalen Verhältnissen schon im Ei des Eierstocks erkennbar ist.

Würde sich solches zur Thatsache erheben lassen, so könnte man den Deckel des Sarges der alten Evolutionstheorie ein wenig lüften; ich will ihn durch das Voranstehende keineswegs zu lüften versucht, sondern nur ganz leise daran geklopft haben.

Sobald nach der Befruchtung die Eiaxe ihre schiefe Lage eingenommen hat, deutet bekanntlich die höchste Stelle des Pigmentrandes den Ort an, an welchem später die erste Anlage der Rusconischen Oeffnung erscheint. Diese Stelle lässt sich zur Zeit der Entstehung der ersten Furche auch daran erkennen, dass hier die erste Theilungslinie früher in das weisse Feld einschneidet, als auf der gegenüber liegenden Seite. Um dies kurze und schnell vorübergehende Stadium abzupassen, empfiehlt es sich, kaltes Wasser anzuwenden, wobei man unbeschadet bis zum Eispunkt herabgehen kann. Kälte-Anwendung ist, soviel ich beobachtet, für das Studium der Furchung auch deshalb anzurathen, weil die in kalt temperirtem Wasser recht langsam entwickelten Eier mir das bekannte Furchungsschema viel schöner ausgeprägt darboten, als solche mit beschleunigterer Entwicklung. Bewegungen des Wassers, z. B. hervorgerufen durch tropfende Wasserleitungen, scheinen mir auch auf den typischen Verlauf von Einfluss zu sein. Auch fand ich, dass von den Eiern einer Brut diejenigen, welche einmal im Beginn der Furchung unter der Lupe bei wiederholtem Umdrehen beobachtet und zur Seite gestellt waren, wenn sie einige Zeit nachher wieder betrachtet wurden, nicht denselben regelmässigen Typus der Furchen zeigten, wie diejenigen, welche vorher keiner Untersuchung ausgesetzt gewesen waren. Hieraus glaube ich mit Recht den Schluss ziehen zu können, dass schon in dem kurzen Zeitraum der durch die Untersuchung bedingten Rotationen des Eies im Innern desselben unter dem Einfluss der Schwere Verlagerungen der Substanzen eintreten, welche die Mitosen in abnorme Bahnen lenken.

Auch in den anschliessenden Furchungsstadien ist es nicht schwer sich über die Hauptebenen des künftigen Thieres an den möglichst aus ihren Hüllen befreiten und unter der Lupe betrachteten Eiern zu orientiren; es grenzen nämlich an eine bestimmte Stelle des Pigmentrandes von oben her kleinere Zellen, als an die genau gegenüberliegende Stelle desselben Parallelkreises der primären Axe. Erstere bezeichnet bei Ruhelage des Eies den höchsten, letztere den tiefsten Punkt der hellen

Kalotte. In manchen Fällen glaubte ich wahrzunehmen — weitere Untersuchung scheiterte an äusseren Gründen —, dass schon auf diesem Morulastadium die Zellen, welche dicht über dem höchsten Punkt des Pigmentrandes sich befanden, etwas weiter in der Theilung vorgeschritten, also kleiner waren, als diejenigen, welche bei normaler Lagerung des Eies in derselben Horizontalebene auf der gegenüberliegenden Seite gelegen waren. Es würde dies schon jetzt auf eine schnellere Vermehrung derjenigen Zellen hindeuten, welche an dem späteren dorsalen Urmundrand d. h. an der ersten Einstülpungsstelle lagern. Man kann daran denken, dass das auf späterem Stadium durch die Schnittuntersuchung festgestellte stärkere Wachstum der Zellen an der dorsalen Urmundlippe in einem gewissen Zusammenhang steht mit der erwähnten Anordnung der Eisubstanzen. Da wir es für wahrscheinlich halten, dass die Kugelhälfte α (s. d. Holzschnitt) mehr gelöste Eiweisssubstanzen einschliesst, als die Hälfte β , so könnte man es erklärlich finden, dass sich in α die Zellen schneller sättigen und vermehren. Auch könnte man anschliessend an Pflüger's Mittheilungen in Betracht ziehen, dass deshalb nach der Urmundlippe hin ein schnelleres Wachstum erfolge, weil die geringere Dichtigkeit derjenigen Kugelhälfte, auf welcher der Urmund entsteht, der Zelltheilungsrichtung einen geringeren Widerstand entgegengesetzt, als die gegenüberliegende Hälfte, deren grössere Dichtigkeit oben aus dem Vorhandensein von mehr geformtem Pigment abzuleiten versucht wurde. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass die Wärme die Dichtigkeit d. i. den Widerstand herabsetzt und die Zelltheilung beschleunigt, indem sie zugleich mehr Nährsubstanzen in Lösung überführt.

Der Embryo ist in die Sandsteinform eingetreten. Nun kann man nicht mehr unter der Lupe bei Hin- und Herwenden des Eies die späteren Hauptebenen wahrnehmen, weil die geringere Grösse der Zellen einen Unterschied verdeckt. Aber auch für jetzt darf aus den Medianschnitten der allerersten Gastrulastadien angenommen werden, dass der Unterschied fortbesteht. Sie lassen erkennen, dass diejenigen animalen Zellen, welche dorsal den Boden der Blastulahöhle seitlich begrenzen, kleiner sind, als die gegenüber und ventral befindlichen.

ZUR GASTRULA UND KEIMBLATTBILDUNG.

Einer herkömmlichen Unterscheidung gemäss werden die kleinen pigmentirten Zellen, welche ursprünglich nur das Dach der Blastulahöhle bilden, als „animale Zellen“ von den grösseren pigmentfreien und grobkörnigen „Dotterzellen“ unterschieden. Hierbei ist es jedoch von der grössten Wichtigkeit, dass auf allen hier in Betracht kommenden Stadien d. h. bis zur vollendeten Bildung des Mesoblasts die animalen Zellen an bestimmten Gegenden durch pigmentärmere Uebergangsformen kontinuierlich in die

Dotterzellen übergehen. Für die letzten Furchungsstadien ist dies von Götte bereits in der von ihm als Randzone bezeichneten Gegend konstatirt.

Verfolgen wir die Bildung des Urdarms an der Hand der Figg. 1—5, wobei ich zum Vergleich besonders auf die Abbildungen von Remak, Stricker (Zeitschr. f. wiss. Zool. XI) und Götte verweise. Die Zeichnungen sind nach genauen, auf die besprochene Weise gewonnenen Medianschnitten bei 30facher Vergrößerung mit Hilfe des nach His hergestellten Embryographen angefertigt. Fig. 1 gibt ein Bild von der beginnenden Entwicklung des Urdarms. Das Dach der Furchungshöhle ist, was auch vor Eintritt der Einstülpung schon der Fall ist und falls genaue Sagittalschnitte vorliegen mit Sicherheit erkannt wird, nicht in allen Theilen von gleicher Dicke. Vielmehr ist die Decke an der dem Urmund gegenüberliegenden Stelle am stärksten und nimmt von hier aus dorsalwärts allmählig ab. Zugleich findet in derselben Richtung eine Grössenabnahme der Zellen statt. Da, wo das Dach der Keimblase seine grösste Dicke hat, gehen die kleinen, dunkel gehaltenen animalen Zellen allmählig in die Dotterzellen über. Hier liegt die Götte'sche Randzone. Das gleiche Aussehen bietet sich auf einem früheren Stadium, also gegen Ende der Furchung auch an der gegenüberliegenden Wand dar, wo nunmehr die Einstülpung aufgetreten ist. Man erkennt, wie auf vorliegender Entwicklungsstufe die animalen Zellen nach dem Urmund hin weiter abwärts gewachsen sind. Es hat sich an dem unteren Rand der Wucherungszone eine kleine, in der Ebene eines Hauptkreises der Kugel gerichtete Einstülpung gebildet. Oberhalb derselben verschieben sich die Dotterzellen an der Innenfläche der animalen Wand, und man erkennt einen kleinen Spalt, welcher die nach aufwärts verschobenen, „eingestülpten“ Dotterzellen von der animalen Wandschicht trennt. Dieser ist die erste Andeutung der Lücke zwischen Ekto- und Mesoblast. Betrachten wir gleich die weitere Entwicklung dieser Lücke an der Figur 2, so hat sich dieselbe weiter nach oben ausgedehnt, indem die Dotterzellen, wie dies auch schon von den meisten früheren Autoren angegeben wird, nach oben noch mehr verschoben sind. Der Urdarm ist weiter nach innen ausgedehnt und wird ventralwärts von Dotterzellen begrenzt. Seine vorwiegend radiäre Richtung ist auf dem darauf folgenden Medianschnitt (Fig. 3) in eine mehr dorsal verlaufende umgewandelt; zugleich zeigt er eine grössere Längenausdehnung. An der ventralen Seite der Randzone sind die animalen Zellen weiter nach abwärts gerückt. Sowohl dorsal wie ventral und, wie Frontalschnitte ergänzen, von dem ganzen Bodenrand der Blastulahöhle haben sich jetzt die Dotterzellen an der Innenfläche des Daches nach oben verlagert. Somit ist die Furchungshöhle jetzt nicht mehr unten abgeflacht, sondern annähernd kugelförmig. Zugleich fällt nun in der oberen Hälfte des Eies beiderseits eine seichte Einbuchtung der Wand in die Augen, die ungefähr den Stellen entspricht, bis zu welchen die Dotterzellen an der Innenfläche nach aufwärts gedrängt sind. Die äussere Betrachtung solcher Embryonen zeigt, dass diese Einschnürung der Ausdruck einer schon von Remak beobachteten und deutlich abgebildeten (Taf. X, Fig. 2 a

u. b. 3a) ringförmigen Furche ist, über welche der hochverdiente Embryologe sich folgendermassen äussert: „Es bildet nämlich die Decke der Furchungshöhle einen grossen, durch eine seichte, kreisförmige Einsenkung von dem übrigen Ei abgesetzten Hügel.“ Indem Remak ferner die Unbeständigkeit im Auftreten dieses Hügels hervorhebt, gibt er an, dass der Hügel nicht eine krankhafte Erscheinung sein könne, weil er in der Regel an allen Eiern einer Brut sichtbar sei und solche Embryonen sich immer normal entwickelten.

Mein Augenmerk auf diesen Hügel resp. die ihn nach unten begrenzende Furche richtend, konnte ich finden: Wie Remak hervorhob, tritt die Furche nicht bei allen Embryonen, meist aber bei allen Embryonen ein und derselben Brut auf. Zunächst wird sie an der dorsalen Seite erkannt in einiger Entfernung von der Urmundlippe. Weiter nach oben rückend, greift sie allmählig auf die ventrale Seite über, bis sich hier ihre freien Enden treffen und so eine geschlossene ringförmige Einschnürung hergestellt wird. Diese verschiebt sich nun mehr und mehr nach oben, so dass der von ihr begrenzte Hügel immer kleiner wird. Schliesslich hat der Ring sich so verengt, dass an Stelle des verschwundenen Hügels eine kleine Einsenkung auftreten kann. Diese entspricht, wie die Schnittuntersuchung lehrt, derjenigen Stelle, an welcher die eingeengte Furchungshöhle noch allein von dem Ektoblasten gedeckt wird.

Auf diese Weise gestaltet sich der Vorgang aber nur in besonders deutlichen Fällen; häufig findet man keine Spur von derselben oder nur kleine Gruben und unregelmässige Höckerbildungen auf der oberen Hemisphäre. Wir werden unten sehen, dass auch die inneren Veränderungen auf diesem Stadium keineswegs immer absolut dieselben sind. Als ich eine Anzahl Gastrulae, welche diese Furche besonders gut ausgeprägt zeigten, mit der Schnittmethode in sagittaler Richtung verarbeitet hatte, zeigte sich recht schön, dass die Furche immer an der Stelle oder etwas oberhalb derselben liegt, bis zu welcher die Dotterzellen an der Innenfläche hinaufgerückt sind. Da dieses Hinaufrücken zuerst an der dorsalen Seite vor sich geht, erklärt es sich, dass hier die Furche zuerst zur Anschauung kommt; da ferner die Dotterzellen, wie der Verlauf im weiteren bekundet, sich dorsal und zugleich lateral und ventral von dem Bodenrand der Höhle nach aufwärts verschieben, wobei die Blastulahöhle unter gleichzeitiger Erweiterung des Urdarms immer mehr eingeengt wird, so ist auch die successive fortschreitende Verkleinerung des Furchenumfanges erklärlich.

Es lässt sich nicht läugnen, dass der hier uns beschäftigende Vorgang in gewisser Weise an die bei der Kaninchenkeimblase im Stadium der Entodermbildung sichtbaren, von v. Kölliker beschriebenen und abgebildeten Veränderungen erinnert. Die Stelle, bis zu welcher das Entoderm von dem Embryonalfleck der Keimblase des Kaninchens aus an der Innenfläche sich ausgebreitet hat, wird durch eine um die Keimblase laufende ringförmige Linie markirt, welche ich der „Gastrulafurche“ des Frosches zu vergleichen geneigt bin. Der dem Embryonalfleck gegenüber liegende Theil der Keimblase des Kaninchens, dessen Begrenzung durch die von v. Kölliker

gefundenen Linie gegeben wird, ist einblättrig, ebenso die dem Urmund gegenüber liegende Kugelhaube der Keimblase des Frosches, deren Grundfläche gleichfalls durch eine äusserlich bemerkbare Linie, die Gastrulafurche, bestimmt wird. In diesem Vergleich wird man noch bestärkt, wenn man erkannt hat (s. u.), dass die Furchungshöhle unter Umständen bei den Amphibien in weite Kommunikation mit dem Urdarm tritt.

Kehren wir zur Besprechung der an Medianschnitten weiterhin sichtbaren Vorgänge zurück. In Fig. 4 hat der Urdarm eine schon beträchtliche Ausdehnung erlangt. Er wird durch die an die dorsale Urmundlippe fest sich anlegenden Dotterzellen des bereits ausgebildeten Dotterpfropfes verschlossen. Die Dotterzellen sind an der Innenfläche bis an die dem Dotterpfropf gegenüber liegende Wand gedrängt, und die in Fig. 3 noch beträchtliche Scheidewand zwischen Urdarm und Furchungshöhle ist auf eine 3—4 zellige Membran durch die Ausdehnung des Urdarmes verschmälert. Fig. 5 endlich, ein Schnitt, der ein wenig seitlich von der Medianebene den Embryo getroffen, gibt eine Vorstellung von dem weiten Urdarm, der die Blastulhöhle fast ganz zurückgebildet hat und von dieser durch ein sehr zartes Septum, eine einschichtige Lage von etwas abgeplatteten Dotterzellen getrennt wird, wie dies schon von Stricker angegeben wurde. Nur durch eine kleine Lücke, an welcher der Rest der Blastulhöhle noch von animalen Zellen gedeckt wird, sind die dorsal und ventral an der Innenfläche verschobenen Zellenmassen getrennt.

Ehe wir über den wichtigen Process der Blätterbildung einiges mittheilen, möchte ich noch auf die Medianschnitte Fig. 6—9 aufmerksam machen. Aus ihrer Betrachtung ergibt sich die interessante Thatsache, dass die Bildung des Urdarmes nicht in allen Embryonen desselben Thieres unter denselben Erscheinungen verlaufen kann. Der wesentliche Unterschied zwischen diesen von einer Brut stammenden Embryonen und den vorher beschriebenen ist der, dass die Verschiebung der Dotterzellen an der Innenfläche entlang hier der Urdarmbildung im Vergleich zu den bereits erwähnten Embryonen gleichsam vorausgeeilt ist. Die eingestülpten Dotterzellen, welche die Furchungshöhle umwachsen haben, sind oben schon sehr früh zur Vereinigung gelangt; es liegt nicht mehr die alte Blastulhöhle vor, insofern als ihre Wand eine andere ist, als vordem. Hier wird es zur Thatsache, dass die bei diesem Bildungsmodus sehr zarte Scheidewand zwischen Urdarm und Blastulhöhle einreisst, wie solches aus Fig. 9 hervorgeht. Hierdurch ist eine weite Verbindung zwischen Blastulhöhle und Urdarm vermittelt. Ich kann mit Sicherheit ausschliessen, dass das Septum zwischen beiden Höhlen bei der Anfertigung der Präparate einen Defekt erhalten hat. Denn an den in genau gleicher Weise gewonnenen Schnittserien, denen die Figuren 5 und 8 entlehnt sind, und noch an vielen anderen nicht abgebildeten ist die zarte Membran auf das beste erhalten geblieben. Die Serie der Figur 9, sowie noch andere, ergeben, dass die beiden Höhlen durch eine weite kreisförmige Oeffnung in einander übergehen. Da ich nun für die vorliegende Untersuchung viele aus mindestens sechs Bruten stammende Embryonen geschnitten habe, die Bilder der

Figur 6–9 aber nur einmal erhielt und ferner auch die Abbildungen von Remak, Stricker, Götte und Hertwig etwas derartiges nicht melden, so muss ich die Thatsache, dass eine Verschmelzung der Blastulahöhle mit der Furchungshöhle vorübergehend eintreten kann, doch für den selteneren Fall halten. Vielleicht steht sie in Beziehung zur Grösse der Eier, die bekanntlich schwankt; die Eier der letztbeschriebenen Brut waren besonders gross. — Denkt man sich z. B. in Fig. 6 den Hohlraum vielfach vergrössert und die Dicke der Blasenwand durch die Ausdehnung entsprechend reducirt, so tauchen Erinnerungen an die Säugethierkeimblase auf; oder man stelle sich im Hinblick auf letztere ähnliches bei Fig. 9 vor und lasse die Urmundlippen verwachsen sein.

Remak hat augenscheinlich hierher Bezügliches beobachtet. Man liest in seiner Fundgrube embryologischer Thatsachen: „Wenn ich in frischen (!), nicht erhärteten Eiern um diese Zeit die Scheidewand untersuchte, so bemerkte ich zuweilen in ihr ein Loch von der Grösse einer weissen Zelle, und es schien, dass diese Oeffnung der Weg sei, durch welche die Flüssigkeit aus der Furchungshöhle in die Nahrungshöhle entweicht. An erhärteten Eiern habe ich jedoch dieses Loch nicht finden können.“ — „Ich muss es als wahrscheinlich erklären, dass die Oeffnung, die ich in der Scheidewand gesehen, kein Leichenzustand, sondern eine während des Lebens sich bildende vergängliche Lücke sei, dazu bestimmt, den Uebergang der Flüssigkeit zu erleichtern.“

Gehen wir zu den für jetzt nur kurzen Angaben über die Frage nach der Keimblattbildung über. Ich bin keineswegs in der Lage, über den schwierigen Vorgang mir klar zu sein. Die Figuren 10–12 sind nach recht dünnen Medianschnitten von drei aufeinander folgenden ersten Stadien der Gastrula bei 100facher Vergrösserung gezeichnet und zwar so, dass überall die dorsale Urmundlippe, der Urdarm, ein Theil der Dotterzellen und der Blastulahöhle sichtbar ist. Der Urdarm hat sich aus seiner ursprünglich auf den Mittelpunkt der Kugel gewandten Stellung dorsalwärts der Kugeloberfläche parallel gerichtet. Da Medianschnitte vorliegen, so ergibt sich, dass schon auf diesem Anfangsstadium der Gastrula drei Keimblätter dorsal in der Medianebene vorhanden sind. Da man aber von einem „äusseren“ Blatt nicht eher reden kann, als bis ein mittleres oder ein inneres vorhanden resp. in Bildung ist, so ist, wie mir scheint, unabweislich, dass alle drei Keimblätter an der dorsalen Urmundlippe wie mit einem Schlage in's Leben treten. In Fig. 10 sind die kleinen, sehr pigmentreichen Zellen der dorsalen Deckschicht von tiefer gelegenen, mehrfach geschichteten der Grundsicht leicht zu unterscheiden. Unter der Grundsicht verläuft concentrisch mit der Oberfläche der in seiner Genese bekannte Spalt; er dringt in die dorsale Urmundlippe ein und trennt hier den Ektoblasten von den ersten Mesoblastzellen und den sich an diese nach dem Urdarm hin anlegenden ersten Entoblastzellen. Diese sind Cylinderzellen, während die Mesoblastelemente wie die Zellen der Grundsicht des Ektoblast rundlich erscheinen. An der Urmundlippe selbst enthalten die Zellen der Deckschicht wenig Pigment,

und letztere ist überhaupt von den Zellen der Grundschrift nicht deutlich abzugrenzen. Dasselbe gilt bezüglich des Ekto- und des Mesoblasten; beide gehen kontinuierlich in einander über. Empfängt man nicht unwillkürlich den Eindruck, als sei der Mesoblast die eingestülpte Grundschrift des Ektoblasten, die sich aber selbst erst nach innen weiter entwickelt? Zugleich ist die Randzone, d. h. die Stelle, an welcher die animalen Zellen in die vegetativen allmählig übergehen, nach innen vorgeschoben. Sie wird, wie aus den folgenden Figuren 11 und 12 ersichtlich, immer mehr an der dorsalen Decke hinaufgedrängt, wobei vom Urmund aus Ento- und Mesoblast gleichzeitig nach dem animalen Pole zu in die Länge wachsen. In Fig. 12 ist die „Randzone“ bereits fast an der dem Urmund gegenüberliegenden Stelle der animalen Decke angelangt. Da die Zeichnungen bei gleicher Vergrößerung angefertigt sind, erkennt man von Fig. 10–12 eine durch die fortschreitende Zelltheilung veranlasste Grössenabnahme der Zellen in dem äusseren und mittleren Keimblatt. In Fig. 12 ist nicht zu verkennen, dass die nahe dem animalen Pol gelegenen Zellen des Ektoblast die geringste Grösse haben, dass dieselbe nach dem Urmund hin stetig zunimmt und wie endlich diese Grössenzunahme im Mesoblast bis hinauf in die Randzone und von dieser wieder abwärts bis zum vegetativen Pol langsam ihr Maximum erreicht.

Indem ich weitere Abbildungen, besonders auch solche von Querschnitten, auf die nächste Zeit verschiebe, muss ich mich jetzt in Uebereinstimmung mit früheren Untersuchern und im Gegensatz zu O. Hertwig's Anschauung über die Genese der Blätter auf die Angabe beschränken, dass in den hier besprochenen ersten Stadien der Keimblattbildung in der Medianebene des Embryo dorsal drei wohl von einander trennbare Keimblätter existiren. Sonach stelle ich mich mehr auf die Seite der Götte'schen Anschauung, wenn ich auch seine „secundäre Keimschicht“ von vorne herein in zwei Schichten, in den Meso- und den Entoblasten, gesondert finde.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

A b k ü r z u n g e n.

bh	=	Blastulhöhle.
sp	=	Spalt zwischen Ekto- und Mesoblast.
uh	=	Urdarmhöhle.
gf	=	Gastrulafurche.
ds	=	Deckschicht.
gs	=	Grundschrift.
Ek	=	Ektoblast
ms	=	Mesoblast
En	=	Entoblast.

Tafel XI.

Medianschnitte der Gastrula des braunen Grashösches bei 30facher Vergrößerung mit dem His'schen Embryographen gezeichnet.

- Fig. 1. Beginnende Einstülpung. Die Dotterzellen beginnen oberhalb des Urmundes sich an der Innenfläche der animalen Decke nach aufwärts zu verschieben. Erste Anlage des Spaltes zwischen späterem Ekto- und Mesoblast.
- Fig. 2. Der Urdarm ist verhältnismässig weit und nach hinten gerichtet; die Dotterzellen sind an der dorsalen Innenfläche weiter vorgeschoben.
- Fig. 3. Die Richtung des nunmehr sehr engen und tieferen Urdarmes hat sich geändert. Dadurch, dass die Dotterzellen jetzt von dem ganzen Bodenrand der Blastulhöhle nach oben an der Innenfläche vorgedrängt worden sind, ist die Blastulhöhle kugelförmig geworden.
- Fig. 4 und 5. Unter zunehmender Erweiterung der Urdarmhöhle wird die Blastulhöhle eingeengt und beide werden durch ein dünnes Septum geschieden.
- Fig. 6-9. Seltenerer Bildungsmodus des Urdarmes, vergl. Text. In Fig. 9 sind Blastulhöhle und Urdarm zu einem einzigen Hohlraum verschmolzen.

Tafel XII.

Fig. 10-12 erläutern die frühe Anlage des Mesoblasts an Medianschnitten der dorsalen Urmundlippe.

1.



2.



3.



4.



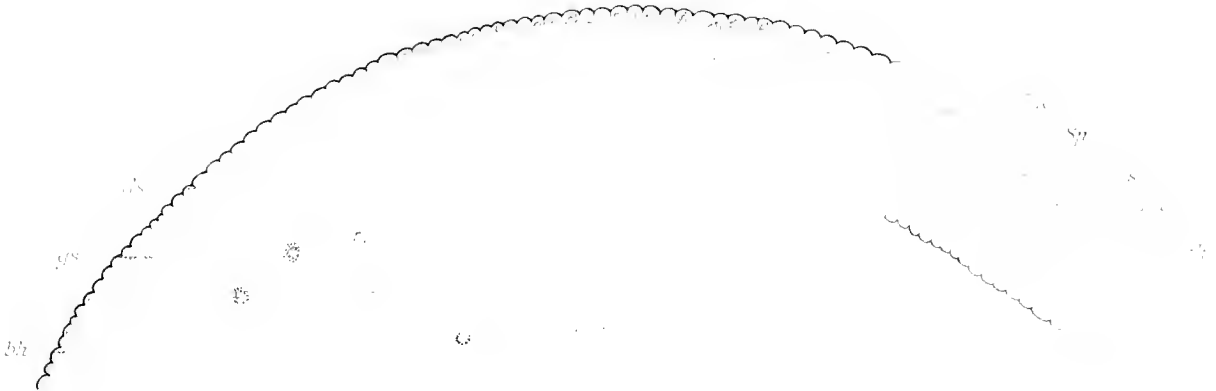
5.



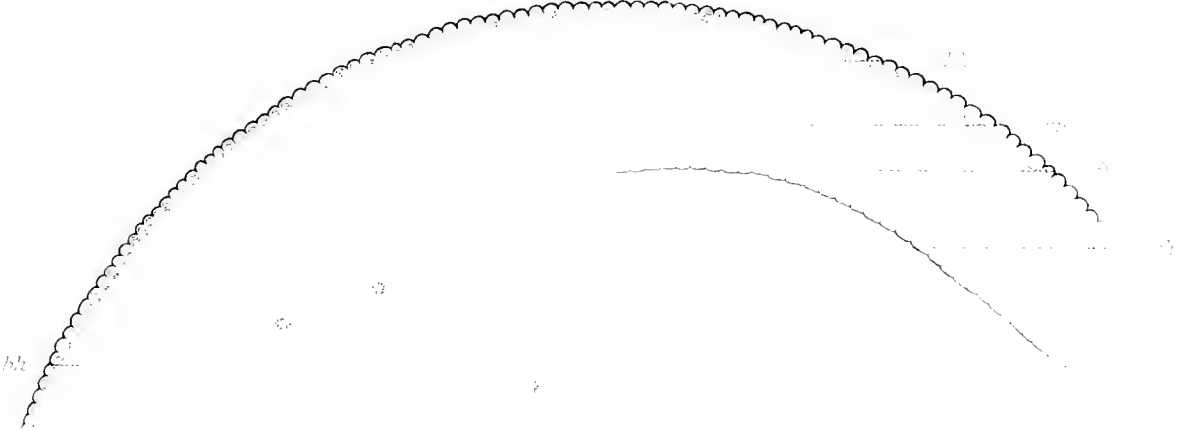
6.



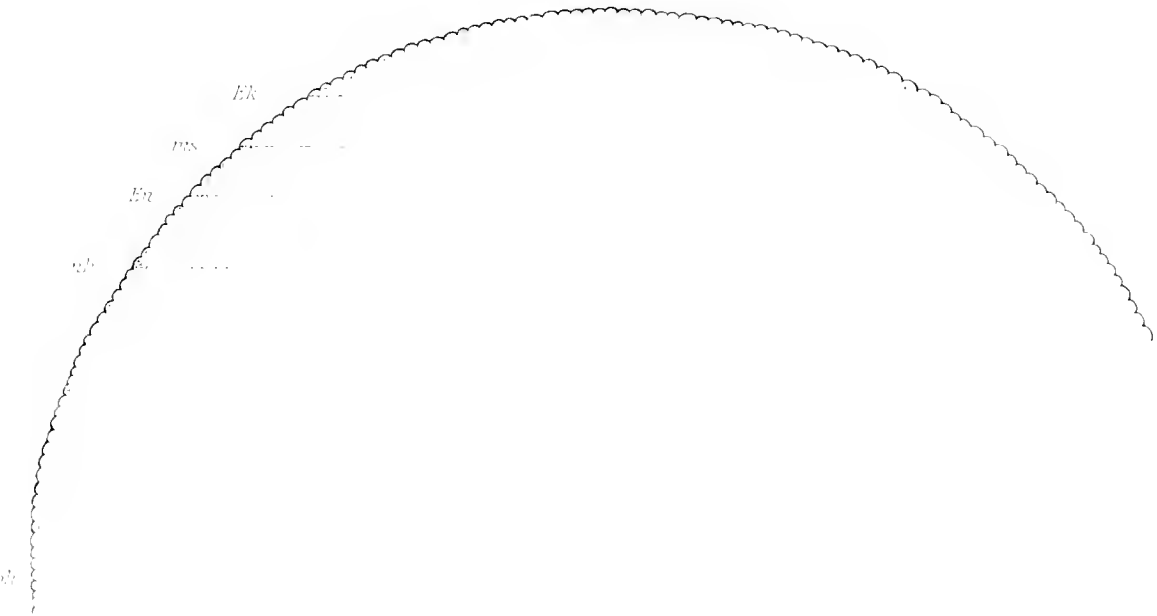
III



II



I







3 2044 072 232 697

